©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Beitr. Ent. · Bd. 18 · 1968 · H. 3/4 · S. 347–376 · Berlin

Lomonossov-Staatsuniversität Moskau
Lehrstuhl für Entomologie
Moskau (UdSSR)

Eugen Smirnov

Taxonomische Analyse als Mittel zum Aufbau eines natürlichen Systems

Mit 2 Textfiguren

1. Einleitung

Sofern in dieser Mitteilung von einem natürlichen System die Rede ist, scheint es zweckmäßig zu sein, diesen Begriff von Anfang an zu erläutern. Sogar heutzutage können wir von den Systematikern die Meinung hören, daß das von uns angenommene System der Organismen nichts anderes als ein Produkt des menschlichen Verstandes sei, dem keine Realität der Natur entspräche. Eine einzige Ausnahme wird für Individuen gestattet, deren reale Existenz allzu offensichtlich ist, um verneint zu werden.

Den dargelegten Standpunkt betrachten wir als eine Diskreditierung der systematischen Wissenschaft insofern, als der Prozeß des Systematisierens einem einfachen Katalogisieren gleichgestellt wird, d. h. einer Tätigkeit, die von einer ernsthaften wissenschaftlichen Forschung weit entfernt ist. Manchmal wird eine Kompromißlösung der Frage empfohlen, indem man neben den Individuen auch die Arten als reale Wesenheiten anerkennt, nicht aber die Taxone höherer Einstufungen, wie Gattungen, Familien usw. Sogar Fachkenner wie Mayr, Linsley und Usinger (1953) sind der Auffassung, daß ein subjektives Element mit dem Range eines Taxons zunimmt. Demnach müßten wir solche Kategorien wie das Reich der Tiere oder die Welt der Organismen als Ganzes für die subjektivsten halten.

Wir vertreten einen entgegengesetzten Standpunkt, nämlich den, daß die gesamten Taxone eine objektive Existenz besitzen, zugegeben, daß sie natürlich sind. Mehr noch: Das landläufige hierarchische System betrachten wir als ein Grundgesetz der Natur, das seiner Bedeutung nach den Grundgesetzen der Physik und Chemie gleichkommt. Manche Versuche, das System der Organismen in einer anderen, nicht hierarchischen, sondern periodischen oder kombinativen Form darzustellen, erwiesen sich als nicht stichhaltig. Das hierarchische System dagegen hält seit Jahrhunderten seine volle Bedeutung aufrecht und findet allgemeine Anerkennung. Noch eins sind wir im Recht zu behaupten: Die Erforschung der fossilen Tier- und Pflanzenwelt zeugt ganz deutlich davon, daß auch hier die Mannigfaltigkeit von organischen Formen die Gesetzmäßigkeit des hierarchischen Systems nachweist. Demzufolge sind wir imstande, eine Invarianz des hierarchischen Prinzips im Laufe der gesamten Entwicklungsgeschichte der organischen Welt festzustellen.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Wir fühlen uns genötigt, noch einen wesentlichen Umstand zu erörtern. Wir sprechen nämlich immer von einem natürlichen System als von einer Hierarchie natürlicher Taxone, ohne den Begriff „natürlich" näher zu bestimmen.

Zwar sind die systematischen Gruppierungen in manchen Fällen von der Natur so scharf begrenzt worden, daß sie auch für die Laien einleuchtend sind (als Beispiel können die Klasse der Vögel oder gewisse Ordnungen der Insekten dienen); andererseits aber könnten beliebig viele Beispiele entgegengesetzter Art angeführt werden, wo die Grenzen der Taxone sogar nach einem eingehenden Studium unklar bleiben und von Fachleuten bestritten werden. Seinerzeit hatten wir das Prinzip der Kongregation vorgeschlagen (1923), das als Kriterium eines natürlichen Taxons dienen könnte. Unter dem Begriff Kongregation verstehen wir eine systematische Gruppe, bei der jedes Glied einem beliebigen Mitglied derselben Gruppe taxonomisch näher steht, als irgendeinem Glied einer anderen Gruppe desselben Ranges. Handelt es sich um zwei natürliche Gattungen, so ist jede Art der ersten Gattung gemäß dem Prinzip der Kongregation jeder beliebigen Art derselben Gattung taxonomisch ähnlicher als irgendeiner Art der zweiten Gattung. Auf den ersten Blick bietet die angeführte Definition keine besonderen Schwierigkeiten, jedoch schließt sie einen spezifischen Begriff der taxonomischen Ähnlichkeit ein, der einer speziellen Betrachtung bedarf. Dies führt unmittelbar zu taxonomischen Problemen und ferner zur Frage über eine mathematische Behandlung des systematischen Materials.

Die Anwendung von mathematischen und vor allem statistischen Methoden bei der Lösung der Fragen der Systematik ist schon seit langem üblich. Die entsprechenden Studien beschränkten sich längere Zeit auf Probleme der individuellen oder Rassenvariabilität, so daß die Taxone höherer Ordnung außer Betracht blieben. Erst im Jahre 1924 machten wir einen Versuch, die biometrischen Methoden auf höhere Taxone auszubreiten. Auf diese Weise gelang es uns (1926), gewisse Gesetzmäßigkeiten der taxonomischen Struktur einer Gattung zu erkennen. Denselben Weg gehend, erlangte HEMMINGSEN (1934) wesentliche Resultate auf breiterer Basis.

Viele Jahre später kam eine Reihe von Forschern in verschiedenen Ländern — unabhängig voneinander — auf ähnliche Gedanken: MICHENER & SOKAL, 1957; SNEATH, 1957a, b; CAIN & HARRISON, 1958; ROGERS & TANIMOTO, 1960, und andere. Auch wir publizierten die Abhandlung (1960) über die taxonomische Analyse, deren Inhalt im wesentlichen im vorliegenden Beitrag dargelegt ist. Unsere Methode wurde etwas später (1962) von SCHMIDT positiv eingeschätzt und ausgenutzt. Es folgten daraufhin weitere Mitteilungen zu diesem Thema, wovon ferner die Rede sein wird. Im bekannten Buch von SOKAL & SNEATH (1963) ist eine kritische Übersicht unserer Methode, dabei mit negativer Schlußfolgerung, zu finden.

Gegenwärtig sprechen wir schon mit Recht über eine neue Richtung in der Systematik. SOKAL & SNEATH (1962) nannten sie „numerische Taxonomie". Es gibt aber auch andere Bezeichnungen, wie zum Beispiel „Taxonometrie" von

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

ROGERS & TANIMOTO (1960) und „Taxometrie" von HILL (1962); unsererseits hatten wir noch vor mehr als vierzig Jahren den Ausdruck „exakte Systematik" vorgeschlagen (1924).

2. Analyse der Ähnlichkeit

Der Einfachheit und Anschaulichkeit halber nehmen wir irgendeine Gattung, die aus s Arten besteht, und werden die Ähnlichkeitsverhältnisse dieser Arten untersuchen. Beim Prozeß eines paarweisen Artenvergleiches stützen wir uns auf gewisse Merkmale. Als solche benutzen wir mannigfaltige Artenbesonderheiten, darunter die morphologischen, physiologischen, biochemischen, ökologischen und andere. Die allen s Arten gemeinsamen Merkmale sind dabei auszuschließen. Haben die gesamten Arten der gegebenen Gattung ein und dieselbe Größe oder Färbung, so dürfte diese nicht als Artenmerkmal dienen, obwohl sich beide als vortreffliche Gattungsmerkmale oder vielleicht auch als Merkmale höherer Taxone erweisen können.

Artenverteilung

Nehmen wir an, daß die von uns zu studierende Gattung durch zehn Arten vertreten ist, die sich nach der Färbung voneinander unterscheiden: fünf Arten sind rotgefärbt, drei Arten gelb-, eine Art grün- und noch eine Art violettgefärbt. Die Färbung im allgemeinen nennen wir die Eigenschaft E und die einzelnen Farben die Modalitäten oder Merkmale im engeren Sinne des Wortes: rot E_1, gelb E_2, grün E_3 und violett E_4. Entsprechend dieser abgekürzten Bezeichnung können wir den Artenbestand der gegebenen Gattung in Form der „Artenverteilung" (1) darstellen:

$$5\,E_1 + 3\,E_2 + 1\,E_3 + 1\,E_4 = 10\,. \qquad (1)$$

Die Verteilungen dieser zehn Arten nach den Merkmalen verschiedener Eigenschaften können in einzelnen Fällen analog (oder parallel), aber im allgemeinen werden sie verschieden sein. Wir wollen unsere Terminologie noch durch einen Begriff ergänzen, den Begriff der Frequenz des Merkmales: Das ist die Zahl der Arten, die ein gewisses Merkmal besitzen. Die Frequenz wird mittels eines entsprechenden Buchstabens in runden Klammern bezeichnet. Die Artenverteilung (1) dieser Bezeichnung lautet folgendermaßen:

$$(E_1) + (E_2) + (E_3) + (E_4) = 5\,E_1 + 3\,E_2 + 1\,E_3 + 1\,E_4 = 10\,.$$

Die Anzahl der Modalitäten verschiedener Eigenschaften möge A, B, C, D, E, ..., M bzw. a, b, c, d, e, ..., m sein. In unserem Beispiel (1) ist $e = 4$. Ein besonderer Fall ($e = s$) sollte bedeuten, daß jede Art der gegebenen Gattung ein spezifisches Merkmal besitzt. Die Artenverteilung erhält für diesen Fall eine eigenartige Form:

$$1\,E_1 + 1\,E_2 + 1\,E_3 + \ldots + 1\,E_{s-1} + 1\,E_s = s.$$

Wir sind dabei, den Begriff eines negativen Merkmals einzuführen, doch vorerst wollen wir sagen, daß jede e-modale Verteilung in ein äquivalentes System

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

der bimodalen Verteilungen übergeführt werden kann. Wenn beispielsweise (E_1) Arten der gegebenen Gattung rotgefärbt sind, so können wir behaupten, daß für alle übrigen Arten, deren Anzahl $s - (E_1)$ gleich ist, das Fehlen der roten Farbe charakteristisch ist. Dieses Fehlen eines positiven Merkmals betrachten wir als Besitz eines negativen Merkmals, das wir mit dem Symbol e_1 kennzeichnen, im Gegenteil zum positiven E_1. Die Frequenz von e_1 wird dann (e_1) heißen. Für unsere Verteilung (1) erhalten wir auf diese Weise:

$$\begin{aligned} 5\,E_1 + 5\,e_1 &= 10, \\ 3\,E_2 + 7\,e_2 &= 10, \\ 1\,E_3 + 9\,e_3 &= 10. \\ 1\,E_4 + 9\,e_4 &= 10. \end{aligned}$$

Wollen wir die angeführten Formeln verallgemeinern, so werden wir für irgendeine h-modale Verteilung

$$(H_1) + (H_2) + \ldots + (H_{h-2}) + (H_{h-1}) + (H_h) = s. \tag{2}$$

folgendes System der h bimodalen Verteilungen erhalten:

$$\left.\begin{aligned} &(H_1) + (h_1) = s, \\ &(H_2) + (h_2) = s, \\ &\ldots\ldots\ldots\ldots \\ &(H_{h-1}) + (h_{h-1}) = s, \\ &(H_h) + (h_h) = s. \end{aligned}\right\} \tag{3}$$

Die Bezeichnungen (2) und (3) sind äquivalent.

Die Notwendigkeit von dargestellten Umbildungen ergibt sich aus mathematischen Erwägungen. Sie ist aber auch biologisch berechtigt, da manchmal das Fehlen eines Merkmals für die Charakteristik einer Art mehr Bedeutung hat, als sein Besitz. Aus der Formel (3) können wir ersehen, daß die Zahl von bimodalen Verteilungen stets der Modalitätenzahl gleich ist.

Artenvergleich

Wenn eine Gattung taxonomisch analysiert wird, finden wir einen hinreichenden Satz von Eigenschaften, nämlich A, B, C, ..., P. Diese Eigenschaften sind im allgemeinen polymodal, also vom Typ (2). Nach der Umbildung in bimodale Form (3) erhalten wir im Rahmen einer Eigenschaft E mit der Modalitätenzahl e im ganzen e Merkmale pro Art, darunter ein positives und $(e - 1)$ negative. Hat die Art beispielsweise das positive Merkmal E_4, so soll sie zu gleicher Zeit die negativen Merkmale e_1, e_2, e_3, e_5, ..., e_{e-1}, e_e besitzen.

Wollen wir die beiden Arten s_x und s_y miteinander vergleichen, so werden wir dabei entweder ein Übereinstimmen (= Kongruenz) der Merkmale oder deren Nichtübereinstimmen (= Inkongruenz) feststellen. Der Anschaulichkeit wegen geben wir diese Verhältnisse in Form einer zweizeiligen Tabelle (4) wieder, in der jede Zeile einer der beiden Arten entspricht und die eckige Klammer den Vergleich symbolisiert:

$$\left.\begin{array}{l|l} s_x & A_1\,a_2\,a_3 \cdots a_a\,b_1\,b_2\,B_3\,b_4 \cdots b_b \cdots P_1\,p_2 \cdots p_{p-1}\,p_p \\ s_y & a_1\,A_2\,a_3 \cdots a_a\,b_1\,b_2\,B_3\,b_4 \cdots b_b \cdots p_1\,p_2 \cdots p_{p-1}\,P_p \end{array}\right\rangle \tag{4}$$

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Es liegt auf der Hand, daß die Gesamtzahl der n Merkmale für jede Art der Summe der Modalitäten gleich ist:

$$n = a + b + \cdots + p$$

Kommen wir nun auf das Problem der Ähnlichkeit, in unserem Fall der Artenähnlichkeit, zurück. Es könnte der Eindruck entstehen, daß die Tabelle vom Typ (4) zur Lösung einer Aufgabe der Ähnlichkeitsbewertung völlig genüge: Man finde die Zahl der kongruenten Merkmale f und dividiere sie durch die Gesamtzahl der Merkmale n. Das Verhältnis $f:n$ als solches oder in Prozent ausgedrückt, könnte als Artenähnlichkeitsmaß dienen. Im Falle der allgemeinen Bimodalität der Eigenschaften wäre eine solche Variante von (4) auch möglich, wenn die Merkmale lauter Inkongruenzen aufweisen:

$$\left.\begin{array}{l|l} s_x & A_1\, a_2\, b_1\, B_2\, c_1\, C_2 \ldots P_1\, p_2 \\ s_y & a_1\, A_2\, B_1\, b_2\, C_1\, c_2 \ldots p_1\, P_2 \end{array}\right\} .$$

Die entgegengesetzte Variante (eine allgemeine Kongruenz der Merkmale, wenn $f = n$) könnte sich nicht verwirklichen, denn sie würde bedeuten, daß die beiden Arten zusammenfallen.

Abwiegen

Der dargelegte Gedankengang beruht auf der Anerkennung einer Gleichwertigkeit sämtlicher Merkmale einschließlich der Artenmerkmale. Nehmen wir an, daß alle Merkmale den gleichen Wert haben, so wird das Verhältnis $f:n$ über den Ähnlichkeitsgrad eindeutig entscheiden. Diese Ansicht ist für die Anhänger der numerischen Taxonomie charakteristisch, vor allem für SOKAL und SNEATH (1962, 1963). Das Prinzip der Gleichwertigkeit der Merkmale nennen sie „adansonian" nach dem Namen des französischen Botanikers ADANSON. Ihre Stellungnahme rechtfertigen die Autoren durch die Bestrebung, jegliches hypothetische subjektive Element in taxonomischen Erwägungen zu vermeiden. Dieses Bestreben ist als solches zu begrüßen; denn die Einschließung genetischer oder phylogenetischer Hypothesen in die Bewertung der Merkmale würde nichts anderes als ein Verzicht auf die erwünschte Exaktheit der systematischen Folgerungen bedeuten. Es genügt schon, sich an die Meinungsverschiedenheiten hinsichtlich der Phylogenie selbst gut erforschter systematischer Gruppen zu erinnern. Nicht besser verhält sich die Sache mit den Versuchen, die taxonomischen Verhältnisse auf Genenverhältnisse zurückzuführen.

Mit den Erwägungen solcher Art kann man sich einverstanden erklären, denn sie warnen uns vor dem Subjektivismus beim Aufbau des Systems. Doch hatten wir schon Gelegenheit zu zeigen, daß die Bewertung der Merkmale auf genügend objektive Kriterien begründet werden kann (SMIRNOV, 1960, 1962, 1963). Darüber hinaus halten wir das ADANSONsche Prinzip der Gleichwertigkeit der Merkmale für nicht stichhaltig, weder logisch, noch biologisch.

Nehmen wir an, daß zwei Arten in zwei Merkmalen zusammenfallen, wobei das Merkmal A sehr verbreitet ist und das andere B selten angetroffen wird.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Als Beispiel nehmen wir eine Gattung, die aus 50 Arten besteht und deren Verteilung folgendermaßen aussieht:

$$48\,A + 2\,a = 50\,,$$
$$2\,B + 48\,b = 50$$

In beiden Fällen beobachtet man ein Zusammenfallen der Merkmale. Dürfen wir aber der Kongruenz der Arten in einem häufigen Merkmal A dieselbe Bedeutung beimessen wie der in dem äußerst seltenen Merkmal B? Unserer Ansicht nach sind diese Erscheinungen bei weitem nicht gleichwertig. Je seltener ein Artenmerkmal im Rahmen der Gattung anzutreffen ist, desto besser kennzeichnet es die Art, indem sie dadurch von den verwandten Arten abgesondert wird. Für extrem kann man den Fall halten, daß eine einzige Art über dieses Merkmal verfügt. Je mehr verbreitet das Merkmal ist, desto weniger spielt es eine Rolle in der Absonderung der gegebenen Art von den übrigen Arten. Eine Grenzvariante bietet der Fall, bei dem das Merkmal allen Arten der Gattung eigen ist. In diesem Fall büßt das Merkmal seine Bedeutung für die Charakteristik der Arten ein und geht in die Kategorie von Gattungsmerkmalen über. Zu derselben Schlußfolgerung kommen wir auch vom Standpunkt der Informationstheorie: Je seltener ein Merkmal anzutreffen ist, desto mehr Information stellt es über die Art, die dieses Merkmal besitzt, bereit.

Wir müssen also der Kongruenz zweier Arten in einem seltenen Merkmal mehr Wert zumessen, als ihrer Kongruenz in einem häufigen Merkmal. Unsere Überlegungen werden noch mehr an Überzeugung gewinnen, wenn diese Übereinstimmung nicht nur in einem einzigen Merkmal, sondern in mehreren seltenen Merkmalen bezogen werden könnte. In diesem Fall darf man schon von dem Vorhandensein einer wesentlichen Ähnlichkeit und nicht einer zufälligen zwischen den zu vergleichenden Arten sprechen.

Diese allgemeinen Erwägungen ändern aber nicht viel an der Sache. Die Hauptaufgabe bleibt: Es ist nötig, eine exakte Bewertung der taxonomischen Bedeutung der Übereinstimmung und der Nichtübereinstimmung von Arten in diesen oder jenen Merkmalen auszuarbeiten; mit anderen Worten, wir sollen bestimmte Symbole für die Bedeutung dieser Erscheinungen in einer strengen mathematischen Form auffinden. Diese Aufgabe wurde auf Grund von recht elementaren, aber genügend strengen Vorstellungen der Wahrscheinlichkeitslehre gelöst (SMIRNOV, 1960, 1963). Ohne hier zu zeigen, wie die entsprechenden Formeln hergeleitet werden können, begnügen wir uns mit der Anführung der Formeln selbst und mit der Deutung der letzteren.

Nehmen wir an, wir haben die bimodale Verteilung von s Arten nach irgendwelcher Eigenschaft E, die durch ein positives Merkmal E_1 und ein negatives e_1 vertreten ist:

$$(E_1) + (e_1) = s\,.$$

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Wenn die Arten paarweise verglichen werden, so zeigen sich vier Typen der Vergleiche:

$$\begin{matrix} s_a \\ s_b \end{matrix} \Big| \begin{matrix} E_1 \\ E_1 \end{matrix} \Big\rangle, \quad \begin{matrix} s_c \\ s_d \end{matrix} \Big| \begin{matrix} E_1 \\ e_1 \end{matrix} \Big\rangle, \quad \begin{matrix} s_e \\ s_f \end{matrix} \Big| \begin{matrix} e_1 \\ E_1 \end{matrix} \Big\rangle, \quad \begin{matrix} s_g \\ s_h \end{matrix} \Big| \begin{matrix} e_1 \\ e_1 \end{matrix} \Big\rangle .$$

Beim ersten Fall wird das Übereinstimmen von zwei Arten in dem positiven Merkmal E_1, beim letzten Fall im negativen Merkmal e_1 und beim zweiten sowie dritten Fall das Nichtübereinstimmen beobachtet. Es liegt auf der Hand, daß der zweite und dritte Fall gleichbedeutend sind, weil sie sich nur durch die Vergleichsordnung der Arten und nicht durch das Endergebnis des Vergleiches unterscheiden. Möge der Buchstabe W die Gewichte bezeichnen, dann können die Verhältnisse des Abwiegens folgendermaßen bezeichnet werden:

$$W_{E1E1} = \frac{(e_1)}{(E_1)}, \quad W_{E1e1} = W_{e1E1} = -1, \quad W_{e1e1} = \frac{(E_1)}{(e_1)} .$$

Betrachten wir die Gewichte der Übereinstimmungen, so können wir feststellen, daß das Verhältnis derselben mit den Frequenzen eines zusammenfallenden Merkmals reziprok ist, d. h., daß dadurch der Seltenheitsgrad (oder Gewöhnlichkeitsgrad) des Merkmals zum Ausdruck kommt. Wenn zum Beispiel das Merkmal E_1 im Rahmen der Gattung nur zweimal getroffen wird, das heißt $(E_1) = 2$, so ist

$$W_{E1E1} = \frac{(e_1)}{2} = \frac{s-2}{2}, \quad \text{bei } s = 25, \quad W_{E1E1} = \frac{25-2}{2} = 11{,}5 .$$

Das Gewicht des Übereinstimmens im Merkmal e_1 ist bedeutend geringer; wenn $(e_1) = 23$, $s = 25$, dann ist

$$W_{e1e1} = \frac{(E_1)}{(e_1)} = \frac{2}{23} = 0{,}087 .$$

Eine ganz andere Situation wird beim Nichtübereinstimmen der Merkmale beobachtet, wo das Gewicht durch eine konstante Zahl geprägt ist, die weder von der Frequenz der Merkmale, noch von dem Umfang der Gattung s abhängig ist: immer ist sie -1. Auf den ersten Blick könnte es unlogisch scheinen, da die Frequenzen von nichtübereinstimmenden Merkmalen stark variieren. Es ist aber zu berücksichtigen, daß, wenn das positive Merkmal beim Nichtübereinstimmen ein seltenes ist, sein Partner e_1 im Gegenteil und notgedrungen ein gewöhnliches sein wird. Umgekehrt wird die Banalität des positiven Merkmals durch die Seltenheit eines negativen begleitet. Die beiden Frequenzen sind sozusagen ins Gleichgewicht gebracht, was beim Übereinstimmen der Merkmale natürlich ausgeschlossen ist. Was das negative Vorzeichen von W_{Ee} und W_{eE} betrifft, so zeigt es die Inkongruenz der Merkmale an.

3. Taxonomisches Verhältnis

Die Einführung der Gewichte in die Untersuchung der Ähnlichkeitsbeziehungen der Taxone ist von prinzipieller Bedeutung. Eine einfache Errechnung von

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

zusammenfallenden Merkmalen hat den Sinn, erste Annäherung zu sein. Aber das Prinzip der Gleichberechtigung der Merkmale läßt es nicht zu, über die Feststellung einer rein phänomenologischen Ähnlichkeit zwischen den zu vergleichenden Objekten hinauszugehen. Inzwischen gibt uns eine objektive Bewertung der Merkmale die Möglichkeit, das Wesentliche vom Unwesentlichen abzusondern und von einer einfachen Phänomenologie zur echten Taxonomie überzugehen.

Anhand von Gewichtsreihen, die sich nach dem paarweisen Vergleich der Arten ergeben, müssen wir nun von der Analyse zur Synthese übergehen und einen neuen, umfassenden Ausdruck für die festgestellten Gewichte finden. Für diesen Ausdruck kann als natürlich das Durchschnittsgewicht aller Übereinstimmungen und Nichtübereinstimmungen angenommen werden, wenn wir die Summe aller im Vergleich gefundenen Gewichte durch die Gesamtzahl der Merkmale n dividieren:

$$\overline{W} = \frac{1}{n} \sum_{n} W_i \,. \tag{5}$$

Wollen wir das Gesagte an einem einfachen Beispiel (6) erläutern. Es werden die Arten s_x und s_y auf Grund von sieben Merkmalen zweier Eigenschaften verglichen. (Eine derartige Anzahl von Merkmalen ist natürlich ungenügend und dient nur zur Demonstration der Berechnungsmethode.)

$$\begin{array}{l|l} s_x & D_1\, d_2\, d_3\, e_1\, E_2\, e_3\, e_4 \\ s_y & D_1\, d_2\, d_3\, e_1\, e_2\, E_3\, e_4 \end{array} \quad \begin{array}{ll} \text{Artenzahl} & = 10 \\ \text{Zahl der Merkmale} & = 7 \end{array} \tag{6}$$

Die vorliegenden 10 Arten werden nach den Merkmalen zweier Eigenschaften wie folgt verteilt:

$$6\, D_1 + 2\, D_2 + 2\, D_3 = 10\,,$$
$$5\, E_1 + 3\, E_2 + 1\, E_3 + 1\, E_4 = 10\,.$$

Wenn diese Verteilungen zur Bimodalität geführt worden sind, sehen sie so aus:

$$\begin{array}{ll} 6\, D_1 + 4\, d_1 = 10\,, & 5\, E_1 + 5\, e_1 = 10\,, \\ 2\, D_2 + 8\, d_2 = 10\,, & 3\, E_2 + 7\, e_2 = 10\,, \\ 2\, D_3 + 8\, d_3 = 10\,, & 1\, E_3 + 9\, e_3 = 10\,, \\ & 1\, E_4 + 9\, e_4 = 10\,. \end{array}$$

Jetzt finden wir das Durchschnittsgewicht der Übereinstimmungen und Nichtübereinstimmungen für den Vergleich (6):

$$\overline{W} = \frac{1}{n}\left[\frac{(d_1)}{(D_1)} + \frac{(D_2)}{(d_2)} + \frac{(D_3)}{(d_3)} + \frac{(E_1)}{(e_1)} - 1 - 1 + \frac{(E_4)}{(e_4)}\right] =$$
$$= \frac{1}{7}\left(\frac{4}{6} + \frac{2}{8} + \frac{2}{8} + \frac{5}{5} - 1 - 1 + \frac{1}{9}\right) = \frac{1}{7} \cdot \frac{5}{18} = \frac{5}{126} = 0{,}040\,.$$

Falls wir auf die Gewichte verzichtet und den Grad der Ähnlichkeit nach der Formel $f:s$ zu bewerten versucht hätten, das heißt als Verhältnis der Anzahl

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

der übereinstimmenden Merkmale zu ihrer Gesamtzahl, so würden wir zu einem ganz anderen Ergebnis kommen:

$$f:s = 5:7 = 0{,}714\,.$$

In unserem Beispiel beschränkten wir uns auf eine geringe Anzahl von Eigenschaften und Merkmalen. Wenn wir jetzt eine notwendige, größere Anzahl nehmen werden (was das bedeutet, wird weiter unten ausgeführt), so dürfen wir das auf diese Weise errechnete Durchschnittsgewicht für einen sicheren Index des taxonomischen Verhältnisses der Arten s_x und s_y halten. Wir schlagen vor, dieses taxonomische Verhältnis mit dem Symbol t_{xy} zu bezeichnen:

$$t_{xy} = \frac{1}{n} \sum_{n} W_i\,. \tag{7}$$

Wie es früher gezeigt worden war (SMIRNOV, 1960, 1963), variiert das taxonomische Verhältnis in bestimmten Grenzen, wobei sein oberer Grenzwert vom Gattungsumfang abhängig ist:

$$\frac{s-2}{2} > t_{xy} \geq -1\,. \tag{8}$$

Aus der Formel (8) ist ersichtlich, daß der untere Grenzwert von t_{xy} gleich 1 ist. In diesem Fall beobachtet man das Nichtübereinstimmen aller Merkmale in den Arten (selbstverständlich exklusive der Gattungsmerkmale, die allen Arten eigen sind). Was den oberen Grenzwert $\frac{s-2}{2} = \frac{s}{2} - 1$ betrifft, so ist er größer je größer s ist und wird nie ganz erreicht. Der Koeffizient t_{xy} ist entweder positiv oder negativ. Im ersten Fall ist die Gesamtheit aller positiven Gewichte überwiegend und die Ähnlichkeit dominiert über die Verschiedenheit; im zweiten Fall dominiert die Verschiedenheit. Einen Grenzfall haben wir, wenn $t_{xy} = 0$ ist. Das bedeutet einen Zustand des Gleichgewichtes zwischen Ähnlichkeit und Verschiedenheit.

Bis jetzt war die Rede vom Vergleichen der Arten. In unseren früheren Arbeiten wurde gezeigt, daß die Vergleiche im Rahmen einer Art auch von Bedeutung sind. Der Anschaulichkeit halber stellen wir uns vor, daß wir zwei Exemplare ein und derselben Art miteinander vergleichen. Doch berücksichtigen wir dabei nicht ihre individuellen Besonderheiten, sondern dieselben Merkmale, die auch für die Vergleiche der Arten ausgenutzt worden waren. Selbstverständlich erweist sich dabei ein vollkommenes Zusammenfallen aller Merkmale. Es könnte angenommen werden, daß eine derartige Operation überhaupt keinen Sinn hätte. Freilich ist die Übereinstimmung aller Merkmale vom rein phänomenologischen Standpunkt aus ein völlig eindeutiges Resultat, und die Formel $f:n$ ergibt in diesem Fall stets nur 1, da $f = n$ ist. Aber vom taxonomischen Gesichtspunkt aus, wie wir es schon gesehen haben, wird die Übereinstimmung in seltenen Merkmalen anders bewertet, als solche in gewöhnlichen Merkmalen. Deshalb ist der Vergleich innerhalb einer Art als Vergleich

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

dieser Art mit sich selbst zu deuten. Der Sinn dieser Operation besteht darin, daß als Ergebnis solch eines Vergleiches die Bewertung der Originalität der gegebenen Art zustande kommt.

Stellen wir uns vor, daß eine gewisse Art der vorliegenden Gattung nur über seltene Merkmale verfügt und die andere nur über gewöhnliche. Offensichtlich ist die erste Art mehr originell als die zweite. Der intraspezifische Vergleich, wenn die Gewichte der Übereinstimmungen in Merkmalen nach der oben erwähnten Methode benutzt werden, ergibt das Maß der Originalität der Art. Da im gegebenen Fall alle Merkmale übereinstimmen, werden die gesamten Gewichte positiv sein; der Satz von der größeren oder geringeren Bedeutung der Gewichte wird aber die Größe des taxonomischen Verhältnisses entsprechend beeinflussen. Die allgemeine Formel eines taxonomischen Verhältnisses innerhalb einer Art, als t_{xx} bezeichnet, wird dieselbe sein, wie für das Verhältnis zwischen den Arten:

$$t_{xx} = \frac{1}{n} \sum W . \tag{9}$$

Zur Illustration benutzen wir das oben angeführte Beispiel und betrachten das taxonomische Verhältnis innerhalb der Art s_x, die in der ersten Zeile des Vergleiches (6) zum Ausdruck kam:

$$\begin{matrix} s_x \\ s_x \end{matrix} \left| \begin{matrix} D_1\, d_2\, d_3\, e_1\, E_2\, e_3\, e_4 \\ D_1\, d_2\, d_3\, e_1\, E_2\, e_3\, e_4 \end{matrix} \right\rangle . \tag{10}$$

Dann ist

$$t_{xx} = \frac{1}{n} \sum W_i = \frac{1}{n} \left[\frac{(d_1)}{(D_1)} + \frac{(D_2)}{(d_2)} + \frac{(D_3)}{(d_3)} + \frac{(E_1)}{(e_1)} + \frac{(e_2)}{(E_2)} + \frac{(E_3)}{(e_3)} + \frac{(E_4)}{(e_4)} \right] =$$

$$= \frac{1}{7} \left(\frac{4}{6} + \frac{2}{8} + \frac{2}{8} + \frac{5}{5} + \frac{7}{3} + \frac{1}{9} + \frac{1}{9} \right) = \frac{85}{126} = 0{,}675 .$$

Hier ist der Wert von t_{xx} nicht so groß, weil der Satz hauptsächlich aus gewöhnlichen Merkmalen besteht. Wenn wir aber das taxonomische Verhältnis für die zweite Art des Vergleichs (6) berechnen, dann erhalten wir einen größeren Wert:

$$t_{yy} = \frac{1475}{882} = 1{,}672 .$$

Der Unterschied zugunsten der zweiten Art erklärt sich dadurch, daß hier ein seltenes spezifisches Merkmal E_1 eine Rolle spielt, während im Satz der ersten Art diese Stelle von einem banalen Merkmal e_1, das neun Arten aus zehn besitzen, eingenommen wird.

Die Grenzen der Veränderung des taxonomischen Verhältnisses t_{xx} sind anders als die von t_{xy} und werden folgendermaßen bezeichnet:

$$s - 1 > t_{xx} \geq \frac{1}{s - 1} . \tag{11}$$

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Wie aus (11) ersichtlich ist, hängen beide Grenzwerte vom Umfang s der Gattung ab, wobei die minimal mögliche Originalität im reziproken Verhältnis mit s steht und die maximale sich in direkter Abhängigkeit befindet. Die Formel besagt, daß dieses Maximum, das heißt $(s - 1)$, nie erreicht wird und nur als Grenzwert dient.

Die Errechnung von taxonomischen Verhältnissen bietet keine besonderen Schwierigkeiten; denn man hat dabei nur mit einfachen arithmetischen Handlungen zu tun. Mit der Erweiterung des Umfanges eines Taxons s fallen die Berechnungen immer schwerer, und wenn s sehr groß ist, lohnt es sich, mit der Rechenmaschine zu arbeiten. Übrigens fanden wir vor kurzem eine einfachere Ausdrucksweise für t_{xy} und t_{xx}, indem wir die oben angeführten Formeln (7) und (9) umgebildet haben.

Eine neue Formel sieht vorerst die Errechnung von reziproken Werten der Frequenzen von übereinstimmenden Merkmalen, die als $1/\beta$ bezeichnet werden, vor. Eine allgemeine Formel für t_{xy} und t_{xx}, die wir als t ohne Index bezeichnen, lautet:

$$t = \frac{s}{n} \sum_{f} \left(\frac{1}{\beta}\right) - 1 . \tag{12}$$

Ist zum Beispiel das Gewicht des Übereinstimmens im Merkmal $E_1 = \frac{(e_1)}{(E_1)}$, dann ist $1/\beta = \frac{1}{(E_1)}$. Im Fall der Übereinstimmung des negativen Merkmals e_1 ist das Gewicht $= \frac{(E_1)}{(e_1)}$ und $1/\beta = \frac{1}{(e_1)}$. Die Nichtübereinstimmungen der Merkmale werden rechnerisch nicht berücksichtigt, obwohl sie durch die allgemeine Konstruktion der Formel (12) in Betracht gezogen werden. Der Koeffizient $\frac{s}{n}$ bedarf keiner Erklärung; denn die Parameter s und n behalten ihre gewöhnlichen Werte der Arten- und Merkmalsanzahl bei. Nur der Parameter f benötigt eine besondere Erklärung; dieser Buchstabe steht unter $\sum$ und bezeichnet die Zahl von übereinstimmenden Merkmalen, weil die Summierung von $\frac{1}{\beta}$ nur für dieselben durchgeführt wird.

Im Falle eines intraspezifischen Vergleiches, wenn $t = t_{xx}$ ist, werden die gesamten Merkmale die übereinstimmenden, und $f = n$ sein. In den interspezifischen taxonomischen Verhältnissen, wenn $t = t_{xy}$ ist, ist f immer kleiner als n.

Wollen wir die neue Formel am Beispiel des Vergleiches (6) nachprüfen. Vorerst betrachten wir das interspezifische taxonomische Verhältnis:

$$t_{xy} = \frac{s}{n} \sum_{f} \left(\frac{1}{\beta}\right) - 1 = \frac{10}{7}\left[\frac{1}{(D_1)} + \frac{1}{(d_2)} + \frac{1}{(d_3)} + \frac{1}{(e_1)} + \frac{1}{(e_4)}\right] - 1 =$$

$$= \frac{10}{7}\left(\frac{1}{6} + \frac{1}{8} + \frac{1}{8} + \frac{1}{5} + \frac{1}{9}\right) - 1 = \frac{131}{126} - 1 = \frac{5}{126} = 0{,}040 .$$

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Auf diese Weise haben wir den gleichen Wert für t_{xy} erhalten, wie nach der alten Formel (7).

Bestimmen wir noch ein intraspezifisches Verhältnis, ausgehend von dem Vergleich (10):

$$t_{xx} = \frac{s}{n} \sum_{n} \left(\frac{1}{\beta}\right) - 1 = \frac{10}{7}\left[\frac{1}{(D_1)} + \frac{1}{(d_2)} + \frac{1}{(d_3)} + \frac{1}{(e_1)} + \frac{1}{(E_2)} + \frac{1}{(e_3)} + \frac{1}{(e_4)}\right] - 1 =$$

$$= \frac{10}{7}\left(\frac{1}{6} + \frac{1}{8} + \frac{1}{8} + \frac{1}{5} + \frac{1}{3} + \frac{1}{9} + \frac{1}{9}\right) - 1 = \frac{211}{126} - 1 = 0{,}675\,.$$

Auch in diesem Fall ist das Endergebnis dasselbe, wie nach der alten Formel (9).

Bis jetzt verglichen wir die Arten nach qualitativen Merkmalen. Gewiß haben die qualitativen Unterschiede einen besonderen Wert für die Charakteristik der Arten und einen noch größeren für die Taxone höheren Ranges. Aber auch die quantitativen Merkmale sind nicht außer acht zu lassen. Interessante Gedanken in dieser Hinsicht sind vor kurzem von RASNITSYN (1965) berichtet worden, der spezielle Methoden der Einschließung von Merkmalen quantitativen Charakters in die von uns ausgearbeitete taxonomische Analyse vorgeschlagen hat. Führen wir dazu ein Beispiel an:

Nehmen wir eine Gattung, die aus vier Arten besteht, die sich neben übrigen Artenbesonderheiten auch nach der Zahl der Chäten an Extremitäten unterscheiden, und zwar die Art s_1 mit vier Chäten, die Art s_2 mit drei, die Art s_3 mit zwei und s_4 mit einer Chäte. Wäre die Rede nur von den Artenbesonderheiten qualitativen Charakters, die keine bestimmte Reihenfolge aufweisen, könnten wir diese wie üblich ausnutzen. Im gegebenen Fall aber gibt es einen gewissen Gradienten, da die Arten nach der Chätenzahl als Merkmal eine abnehmende oder zunehmende Reihe bilden.

Die Aufgabe wird wie folgt gelöst. Nehmen wir zuerst vier positive Merkmale an: A nicht weniger als vier Chäten, B nicht weniger als drei Chäten, C nicht weniger als zwei, D nicht weniger als eine Chäte. Das letzte Merkmal besitzen alle vier Arten; es wird als Gattungsmerkmal außer acht gelassen. Nach drei ersten Merkmalen stellen wir eine Tabelle (13) zusammen, in der die Sätze von Merkmalen für jede Art gegeben werden:

$$\begin{array}{l|lll|} s_1 & A & B & C \\ s_2 & a & B & C \\ s_3 & a & b & C \\ s_4 & a & b & c \end{array} \qquad (13)$$

Ferner finden wir die bimodalen Verteilungen der Arten nach diesen Merkmalen:

$$1\,A + 3\,a = 4\,,$$
$$2\,B + 2\,b = 4\,,$$
$$3\,C + 1\,c = 4\,.$$

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Jetzt wollen wir das intraspezifische Verhältnis für die erste Art berechnen:

$$t_{1.1} = \frac{s}{n} \sum \left(\frac{1}{\beta}\right) - 1 = \frac{4}{3}\left[\frac{1}{(A)} + \frac{1}{(B)} + \frac{1}{(C)}\right] - 1 = \frac{4}{3}\left(1 + \frac{1}{2} + \frac{1}{3}\right) - 1 =$$

$$= \frac{4}{3} \cdot \frac{11}{6} - 1 = \frac{13}{9} = 1{,}444 .$$

Dann finden wir das interspezifische Verhältnis für die Arten s_1 und s_2:

$$t_{1.2} = \frac{s}{n} \sum \left(\frac{1}{\beta}\right) - 1 = \frac{4}{3}\left[\frac{1}{(B)} + \frac{1}{(C)}\right] - 1 = \frac{4}{3}\left(\frac{1}{2} + \frac{1}{3}\right) - 1 =$$

$$= \frac{10}{9} - 1 = \frac{1}{9} = 0{,}111 .$$

Zum Vergleich berechnen wir noch $t_{1.3} = -\frac{5}{9} = -0{,}555$ und $t_{1.4} = -1{,}000$.

Wie es nach dem Satz von Merkmalen zu erwarten war, sinkt das taxonomische Verhältnis der ersten Art in der Richtung von der zweiten zu der vierten, was den Gradienten der Chätenzahl widerspiegelt.

Im dargelegten Beispiel hatten wir es mit einem meristischen, diskontinuierlichen Merkmal zu tun, so daß die Skala der Chätenzahl unmittelbar gegeben wurde. Etwas komplizierter ist die Sachlage mit der kontinuierlichen Variation eines anderen Merkmals, beispielsweise des Merkmals der Körpergröße oder des Körpergewichtes. Das Verfahren für die Zusammenstellung von Skalen in solchen Fällen ist in der erwähnten Arbeit von RASNITSYN beschrieben.

4. Die Zergliederung eines Taxons

Das Studium der interspezifischen taxonomischen Verhältnisse sowie der Beziehungen zwischen Komponenten der Taxone höheren Ranges erlaubt es uns, über die Struktur der Taxone zu urteilen. Die taxonomische Analyse gibt uns die Möglichkeit, innerhalb eines Taxons sekundäre, natürliche Gruppierungen zu entdecken. In dieser Hinsicht kann man sich eine Reihe von Varianten rein theoretisch vorstellen, von einem recht homogenen Taxon angefangen, der sich nicht zerlegen läßt, bis zu heterogenen Varianten, die deutlich zerlegbar sind. Dazwischen befinden sich verschiedene Stufen der Heterogenität. Die systematische Praxis bestätigt theoretische Behauptungen. Inmitten der Gattung werden beispielsweise verschiedene Absonderungsgrade der Untergattungen festgestellt.

Die Ausscheidung von Untergruppen beruht auf dem Umstand, daß im Rahmen einer Gruppe eine ungleichmäßige Verteilung der Zusammenhänge von Komponenten stattfindet, so daß dabei gewisse Nester der Komponenten gebildet werden, deren Wechselbeziehungen enger sind, als die Verbindungen zwischen den Komponenten aus verschiedenen Nestern. Kurz gesagt, hier wird das schon erwähnte Prinzip der Kongregation verwirklicht.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Für das Studium der Struktur eines Taxons wird vorerst die Matrix zusammengestellt, wohin alle Werte von t, das heißt t_{xx} und t_{xy} (Tab. 1), gehören.

Tabelle 1

Art	s_1	s_2	s_3	....	s_s
s_1	t_{11}	t_{12}	t_{13}	....	t_{1s}
s_2	t_{21}	t_{22}	t_{23}	....	t_{2s}
s_3	t_{31}	t_{32}	t_{33}	....	t_{3s}
.	.	.	.	....	.
.	.	.	.	....	.
.	.	.	.	....	.
s_s	t_{s1}	t_{s2}	t_{s3}	....	t_{ss}

Handelt es sich um eine Gattung, die aus s Arten besteht, so wird die Matrix aus s Zeilen und s Spalten bestehen, wobei jede Zeile und jede Spalte alle t einschließt, die zu ein und derselben Art gehören. Der Anschaulichkeit wegen sind t_{xy} in Doppelzahl angeführt: $t_{1.2}$ und $t_{2.1}$, $t_{1.3}$ und $t_{3.1}$ und so weiter. Insgesamt gibt es in der Matrix $s \cdot s = s^2$ Werte von t, darunter s intraspezifische und $s^2 - s = s(s-1)$ interspezifische. Die Zahl von verschiedenen t_{xy} ist halb so viel: $C_s^2 = \frac{s(s-1)}{2}$. Die Werte von t_{xx} bilden die Diagonale der Matrix.

Um zu umfangreiche Tabellen zu vermeiden, greifen wir zum Zwecke der Demonstration einer natürlichen Zergliederung des Taxons zu vereinfachten Beispielen.

Aus der großen Gattung *Dolichopus* LATREILLE nahmen wir 10 Arten: 1. *D. ungulatus* LINNAEUS, 2. *D. brevipennis* MEIGEN, 3. *D. calceatus* PARKENT, 4. *D. claviger* STANNIUS, 5. *D. arbustorum* STANNIUS, 6. *D. cilifemoratus* MACQUART, 7. *D. festivus* HALIDAY, 8. *D. pseudocilifemoratus* STACKELBERG, 9. *D. salictorum* LOEW und 10. *D. virgultorum* WALKER.

Wir gingen davon aus, daß in diesen zehn Arten zwei natürliche Komplexe enthalten sind. Die ersten vier Arten können den nächsten sechs Arten im Einklang mit dem Kongregationsprinzip gegenübergestellt werden. Unsere intuitive Annahme versuchten wir mit Hilfe der taxonomischen Analyse zu überprüfen. Zu diesem Zweck benutzten wir dreißig bimodale Eigenschaften verschiedener Kategorien: die Färbung des Körpers und seiner Teile, die Anzahl und Lage von Chäten, die Besonderheiten im Bau von Hypopygium und andere. Die Ergebnisse der Berechnung von t_{xx} und t_{xy} sind in der Tabelle 2 angeführt worden.

Tabelle 2

Art	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1.	+2.041	+.363	+.111	+.420	−.487	−.415	−.523	−.487	−.439	−.584
2.	+.363	+1.155	+.903	+.011	−.429	−.358	−.307	−.429	−.382	−.527
3.	+.111	+.903	+1.389	−.032	−.472	−.242	−.191	−.472	−.425	−.569
4.	+.420	+.011	−.032	+1.493	−.313	−.242	−.349	−.313	−.265	−.410
5.	−.487	−.429	−.472	−.313	+.595	+.166	+.058	+.248	+.136	+.498
6.	−.415	−.358	−.242	−.242	+.166	+.766	+.155	+.027	+.075	+.068
7.	−.523	−.307	−.191	−.349	+.058	+.155	+.686	+.266	+.105	+.100
8.	−.487	−.429	−.472	−.313	+.248	+.027	+.266	+.595	+.276	+.289
9.	−.439	−.382	−.425	−.265	+.136	+.075	+.105	+.276	+.532	+.387
10.	−.584	−.527	−.569	−.410	+.498	+.068	+.100	+.289	+.387	+.478

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Aus der Verteilung von t_{xy}-Werten kann man ersehen, daß diese einen bestimmten und gesetzmäßigen Charakter hat. Die ersten vier Arten — die Arten wurden mit denselben Nummern wie in der angeführten Liste bezeichnet — sind durch die positiven Werte von t_{xy} miteinander verbunden; eine Ausnahme bildet nur $t_{3.4}$, die zwar einen sehr geringen, aber dennoch negativen Wert hat. Auf ähnliche Weise sind auch die sechs Arten der zweiten Gruppe miteinander vereinigt. Zur gleichen Zeit aber erscheinen die Artenverbindungen verschiedener Artengruppen alle negativ. Den größten Wert hat $t_{3.7} = -0{,}191$, den geringsten $t_{1.10} = -0{,}584$. Das Prinzip der Kongregation verwirklicht sich also für beide Untergruppen in vollem Maße. Was aber *D. calceatus* und *D. claviger* betrifft, die miteinander nur schwach verbunden sind ($t_{3.4} = -0{,}032$), so stellt es sich heraus, daß die Verbindung der beiden mit den Arten der zweiten Gruppe viel schwächer ist, also das Prinzip der Kongregation nicht verletzt wird.

Es sei noch eine charakteristische Besonderheit der Tabelle 2 unterstrichen: eine klar ausgeprägte Ungleichartigkeit der t_{xx}-Werte, die den Schwankungen von $t_{10.10} = 0{,}478$ bis $t_{1.1} = 2{,}041$ unterliegen. Dabei erweist es sich, daß alle Arten des ersten Komplexes mehr originell sind als die des zweiten. Gewissermaßen hängt es damit zusammen, daß die ersten in der Minderheit sind, jedoch liegt es nicht allein daran.

In einer unserer Arbeiten (1962) wurde vorgeschlagen, einen strengeren Maßstab an die Bestimmung der Kongregation als natürlichen Komplex einzuführen. Das Vorzeichen von t_{xy}, ob negativ oder positiv, zeugt dementsprechend von einem Übergewicht, entweder der Verschiedenheit oder der Ähnlichkeit. Für die Ausscheidung eines natürlichen Taxons wäre es logisch und biologisch berechtigt, einen positiven Wert von allen t_{xy} innerhalb der auszuscheidenden Untergruppe als ein zusätzliches Kriterium einzuführen.

Im nächsten Beispiel nahmen wir eine Gruppe aus folgenden vier Arten der großen Gattung *Chlorops* MEIGEN: *Ch. rossica* E. S., *Ch. speciosa* MEIGEN, *Ch. varsoviensis* BECKER und *Ch. ringens* LOEW.

Die taxonomischen Verhältnisse wurden auf Grund eines Komplexes aus 106 Merkmalen, die 43 Eigenschaften angehören, berechnet. Die Ergebnisse sind in der Tabelle 3 dargestellt.

Tabelle 3

Chlorops	1	2	3	4
1. *rossica*	+.748	−.044	−.509	−.195
2. *speciosa*	−.044	+.748	−.547	−.157
3. *varsoviensis*	−.509	−.547	+1.603	−.547
4. *ringens*	−.195	−.157	−.547	+.899

Aus dieser Tabelle ist ersichtlich, daß alle interspezifischen t negative Vorzeichen haben. Das bedeutet, daß es für die Zergliederung der Arten-Tetrade keine genügenden Gründe gibt; dennoch ist der Verbindungsgrad von Artenpaaren bei weitem nicht gleich; z. B. ist *Ch. speciosa* von *Ch. rossica* bedeutend weniger entfernt als von *Ch. varsoviensis*.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Ein anderes Resultat ist bei der Untersuchung einer Gruppe aus vier Arten von *Dolichopus* LATREILLE zustande gekommen: *D. ringdahli* STACKELBERG, *D. excisus* LOEW, *D. bigeniculatus* PARENT und *D. uniseta* STACKELBERG (Tab. 4). Hier fallen zwei erste positiv verbundene Arten auf, während die übrigen interspezifischen Verbindungen negativ sind.

Tabelle 4

Dolichopus	1	2	3	4
1. *ringdahli*	+.708	+.125	−.500	−.333
2. *excisus*	+.125	+1.042	−.417	−.750
3. *bigeniculatus*	−.500	−.417	+1.042	−.125
4. *uniseta*	−.333	−.750	−.125	+1.208

Bevor wir uns weiteren Beispielen zuwenden, müssen wir auf sehr wichtige Begriffe des „allgemeinen" und „partiellen" Systems, die von BEKLEMISCHEW (1925) eingeführt waren, hinweisen. Das allgemeine oder das Hauptsystem entspricht der üblichen Deutung des natürlichen Systems, und der Aufbau dieses Systems beruht auf allen möglichen Kategorien von Eigenschaften und Merkmalen, ohne daß dabei diese oder jene bevorzugt werden. Beim Aufbau eines partiellen Systems werden absichtlich nur einige Kategorien der Besonderheiten berücksichtigt. Bei der Systematisierung irgendeiner Insektengruppe kann man sich beispielsweise nur mit den Besonderheiten der Larven begnügen und die anderen Entwicklungsphasen außer acht lassen. In solchem Fall erhalten wir das System der Larven allein. Auf ähnliche Weise könnte man nur die ökologischen Merkmale annehmen, so daß alle übrigen Besonderheiten der Arten oder anderer Taxone nicht in Betracht gezogen würden.

Nun taucht die Frage über die Repräsentativität der Merkmale verschiedener Kategorien auf. Es könnte sein, daß die larvalen oder ökologischen Merkmale allein repräsentativ genug sind, um auf dieser Grundlage ein allgemeines, natürliches System aufzubauen — dabei nicht weniger exakt als anhand von mannigfaltigen Eigenschaften. (Interessante Gedanken darüber sind im Buch von SOKAL und SNEATH (1963) zu finden.) Aber bis jetzt bleibt dieses Problem ungelöst. Wie dem auch sei, der Aufbau von partiellen Systemen hat einen bestimmten Sinn und insbesondere eine praktische Bedeutung.

Zur Illustration des Problems der partiellen Systeme führen wir die Arbeit von PICHKA (1960) an, in der die Verfasserin unsere Methode der taxonomischen Analyse zur ökologischen Charakteristik der Spinnenfamilien angewandt hat. Die Verfasserin betrachtet die Verteilung von 16 Spinnenfamilien nach sieben Standorten, zu denen Gewässer, Grasbestand, Bodenstreu, Gebüsch, Baumstämme und Baumkronen sowie „Unterschlüpfe", das heißt die Bauten aller Art, gehören. Insgesamt wurden 137 Spinnenarten auf dem Territorium der Strelezkaja-Steppe und des Woronesh-Naturschutzgebietes untersucht. Als Merkmale gelten die An- oder Abwesenheit der Vertreter der gegebenen Familie in jedem von sieben genannten Standorten. Die taxonomischen Verhältnisse wurden also auf Grund von sieben bimodalen Verteilungen bestimmt. Die vom Verfasser gegebene Tabelle von *t*-Werten erlaubt, zwei recht unterschiedliche Gruppen der Familien auszuscheiden. Die Familien der ersten Gruppe (sechs Familien) werden als stenotop charakterisiert: ihre Ver-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

treter besiedeln ein bis drei Standorte der unteren Schicht; dazu gehören auch die Bewohner von Bauten. Die zweite Gruppe schließt acht Familien ein. Die Arten dieser Familien bewohnen alle drei Schichten und zeichnen sich also durch die Eurytopie aus. Es ist interessant, daß die übrigen zwei Familien eine Zwischenstellung einnehmen und, je nach den Besonderheiten der ökologischen Verteilung, entweder der ersten Gruppe der Familien oder der zweiten Gruppe näher stehen.

Die taxonomische Analyse, begrenzt durch die Kategorie ökologischer Merkmale, erlaubte also dem Verfasser eine angemessene ökologische Gruppierung von Familien zu schaffen, das heißt ein partielles System im Sinne von BEKLEMISCHEW aufzubauen. Es wäre erwünscht, das partielle System mit dem allgemeinen Spinnensystem zu vergleichen. Leider greift der Verfasser zu dieser Gegenüberstellung nicht.

Anfänglich beabsichtigten wir, die taxonomische Analyse auf die Systematik der Organismen allein anzuwenden, worunter die übliche Hierarchie von natürlichen Taxonen zu verstehen ist. Jedoch erwies es sich bald, daß die Grenzen der Anwendung dieser Methode erweitert werden können (SCHMIDT, 1962). SCHMIDT und MINJAEV empfehlen nämlich, unsere Methode auf die objektive floristische Einteilung dieses oder jenes Territoriums anzuwenden. Es ist damit eine vergleichende Untersuchung von Quadratparzellen gemeint, in die das vorliegende Territorium mit Rücksicht auf den phytogeographischen Charakter von zutreffenden Arten (zum Beispiel sarmatische oder Taiga-Arten) und eine relative Frequenz dieser oder jener phytogeographischen Elemente geteilt ist. Die bestimmten Flächen oder Parzellen könnte man also als „Arten", das ganze Territorium als „Gattung" und die Angehörigkeit einer Pflanzenart zu einer bestimmten phytogeographischen Gruppe als „Eigenschaft" betrachten. Mit Hilfe der taxonomischen Analyse könnten die abgesonderten Parzellen des Territoriums in natürliche floristische Bezirke gruppiert werden.

Einen interessanten Versuch, die Standorte von Simuliidae-Larven auf Grund der taxonomischen Analyse naturgemäß zu verteilen, unternahm RASNITSYN, dessen Arbeit (1965) schon erwähnt wurde. Diese Larven bewohnen die Gewässer, wobei ihr Artenbestand und ihre Populationsdichte innerhalb der Art von der Wassertemperatur stark abhängig sind, insbesondere von der maximalen $t°$. Als Analogon der Art dient hier die Kategorie des Gewässers mit einer bestimmten maximalen Wassertemperatur der Jahreszeit; die Gruppe insgesamt könnte der „Gattung" ähnlich sein. Als Eigenschaften und Merkmale dienten erstens der Artenbestand der Larven und zweitens die Populationsdichte. Im ersten Fall gelang es dem Verfasser, die Gewässer in drei Untergruppen zu teilen, von denen jede bestimmte Grenze der maximalen $t°$ hat. Der zweite Satz von Merkmalen ergab auch 3 Untergruppen von Gewässern, die aber schon andere $t°$-Grenzen haben. Der Verfasser betont mit Recht, daß „die Klassifizierung der Bäche nach dem Artenbestand der Larven, die diese Bäche besiedeln, und nach der Populationsdichte dieser Larven nicht zusammenfallen, da sie verschiedene Erscheinungen widerspiegeln".

Es sei noch dazu bemerkt, daß die parallele Anwendung des üblichen Gemeinsamkeitsindexes, der ohne Rücksicht auf die Gewichte der Übereinstimmungen und Nichtübereinstimmungen von Merkmalen berechnet wird, zu keinem befriedigenden Ergebnis geführt hat.

Eine originelle Variante der Anwendung der taxonomischen Analyse finden wir in der Arbeit von JOFFE (1965). Die Verfasserin stellte sich zum Ziel, den physiologischen Zustand

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

der Population von *Dermacentor pictus* HERMANN zu verschiedenen Zeitpunkten ihrer individuellen Entwicklung zu vergleichen. Als Index nahm sie den Grad der Anfüllung von neurosekretorischen Zellen mit dem Sekret, indem sie die Veränderung des Füllungsniveaus im Laufe von fünf Monaten, und zwar von Mai bis September, verfolgt hat. Der neurosekretorische Apparat der Milbe ist kompliziert gebaut, wodurch die Möglichkeit zur Feststellung von zahlreichen mehr oder weniger charakteristischen Merkmalen geboten ist. In diesem Fall entspricht also der „Art" eine bestimmte Phase des Apparates. Nach der durchgeführten objektiven Analyse teilt die Verfasserin die Phasen in zwei Gruppen ein: erstens die Mai–Juni-Gruppe und zweitens die Juli–August–September-Gruppe. Die Koeffizienten der Originalität, das heißt t_{xx}, ergeben zwei Maxima für die Mai- und August-Milben. Die Verfasserin deutet mit Recht diese Tatsache als Vorhandensein von „zwei Polzuständen (Minimum und Maximum) nach der Menge des Neurosekrets in einzelnen Gruppen von neurosekretorischen Zellen und im ganzen neurosekretorischen System insgesamt".

Es ist anzunehmen, daß in Zukunft die Anwendungsmöglichkeiten der taxonomischen Analyse noch mehr erweitert werden, weil die einzige beschränkende Vorbedingung dafür das Vorhandensein der Vergleichbarkeit von zu vergleichenden Objekten ist.

5. Einige spezielle Eigenschaften des Koeffizienten *t*

Wenn wir die Matrix aus allen t untersuchen, können wir eine Reihe von Gesetzmäßigkeiten feststellen, die die Gesamtheit von t-Werten umfassen. Diese Gesetzmäßigkeiten sind für die Erkenntnis des Sinnes von taxonomischen Verhältnissen wesentlich und bei der Errechnung von Ergebnissen nützlich. Wir ersparen uns hier die mathematischen Beweise unserer Behauptungen (obwohl wir über solche verfügen) und beschränken uns auf die Anführung von Endergebnissen.

Die Summen und Durchschnittswerte von *t*

In der Tabelle 1 sind sämtliche t_{xx} und t_{xy} dargestellt worden, dabei die letzten in Doppelzahl. Die Tabelle besteht, entsprechend der Artenzahl s, aus s Zeilen und s Spalten. Zu jeder Zeile gehört eine Spalte, die aus denselben t-Werten zusammengestellt ist, wie auch die Zeile. Unsere erste Behauptung besteht darin, daß in jeder Zeile und in jeder Spalte der t_{xx}-Wert immer positiv und der Summe von $(s - 1)$ t_{xy}-Werten, die mit dem negativen Vorzeichen genommen ist, gleicht. Mit anderen Worten ist die Zeilen- oder Spalten-Summe von $t = 0$. Wenn wir die Arten mit den Buchstaben $s_1, s_2, \ldots, s_s$ bezeichnen, so erhalten wir zum Beispiel für die erste Zeile der Tabelle 1:

$$t_{1.1} + (t_{1.2} + t_{1.3} + \cdots + t_{1.3}) = t_{1.1} + (-t_{1.1}) = 0\,. \qquad (14)$$

Theoretisch bedeutet (14), daß die Steigerung der Originalität einer Art die entsprechende Verminderung der durchschnittlichen Verbundenheit der Art mit den übrigen Arten derselben Gattung zur Folge hat, was auch zu erwarten ist. Praktisch, bei den Errechnungen, erlaubt die Nullsumme der Zeile die Richtigkeit des Berechnungsvorganges nachzuprüfen. Das wird aus den Tabellen 2, 3 und 4 ersichtlich, worin alle Zeilen- und Spalten-Summen tatsächlich Null

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

ergeben. Insofern aber die Zeilen-Summe von t für jede Art gleich Null ist, muß die Summe aller Zeilen-Summen auch gleich Null sein:

$$\sum_{s} t_{xx} + 2 \sum_{s\,(s-1)} t_{xy} = 0 \,. \tag{15}$$

Die zweite wichtige Behauptung besteht darin, daß die Summe aller intraspezifischen taxonomischen Verhältnisse gleich s ist, und somit der Artenzahl der Gattung gleicht:

$$\sum_{s} t_{xx} = s \,. \tag{16}$$

Die Anzahl von t_{xx} ist aber ebenfalls gleich s; daraus folgt, daß der durchschnittliche Koeffizient der Originalität, den wir als $\bar{t}_{xx}$ bezeichnen, $= 1$ ist:

$$\frac{1}{s} \sum_{s} t_{xx} = \bar{t}_{xx} = \frac{s}{s} = 1 \,. \tag{17}$$

Also wird die durchschnittliche Originalität durch 1 gemessen, und die Abweichung davon kann durch die Differenz $(t_{xx} - 1)$ gekennzeichnet werden, sei sie positiv, negativ oder gleich Null.

Für die Berechnung der Summe und des Durchschnittswertes von t_{xy} stellen wir (16) in (15). Dann ergibt

$$2 \sum_{s\,(s-1)} t_{xy} = - \sum_{s1} t_{xx} = - s \,,$$

woraus

$$\sum_{s\,(s-1)} t_{xy} = - \frac{s}{2}$$

zu folgern ist.

Die Zahl aller t_{xy} ist aber die Zahl der Kombinationen aus s je zwei, das heißt $C_s^2 = \frac{s\,(s-1)}{2}$. Um den Durchschnittswert von t_{xy} zu erhalten, muß man $-\frac{s}{2}$ durch diese Zahl dividieren:

$$\bar{t}_{xy} = - \frac{s}{2} : \frac{s\,(s-1)}{2} = - \frac{s}{s\,(s-1)} = - \frac{1}{s-1} \,.$$

Die Abweichung von t_{xy} zeigt sich in der Differenz:

$$t_{xy} - \bar{t}_{xy} = t_{xy} - \left(- \frac{1}{s-1} \right) = t_{xy} + \frac{1}{s-1} \,.$$

Obwohl der Durchschnittswert von t_{xy} negativ ist, können die einzelnen t_{xy}-Werte sowohl negativ als auch positiv sowie gleich Null sein.

Die t-Werte bei geringen s

Die Betrachtung der spezifischen Besonderheiten von t, die sich beim kleinen Gattungsumfang, beispielsweise $s = 3$, erweisen, ist auch von Interesse. Diese Variante ($s = 3$) wurde von uns in einer anderen Arbeit (1962) speziell betrachtet. Hier sind nur zwei Typen von Eigenschaften möglich, bimodale und trimodale. Im ersten Fall hat die Verteilung die Form $2\,A_1 + 1\,A_2 = 3$, das heißt, ein

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Merkmal vereinigt das Paar von Arten, und das andere, spezifische, stellt die dritte Art den ersten beiden gegenüber. Im zweiten Fall hat jede von den drei Arten ihr spezifisches Merkmal, und die Verteilung sieht dann wie folgt aus:

$$1\,D_1 + 1\,D_2 + 1\,D_3 = 3\,.$$

Wie in der Tabelle 5 gezeigt wird, gestatten die bimodalen Eigenschaften drei Varianten, in denen durch ein gemeinsames Merkmal je Artenpaar $s_1 + s_2$, $s_1 + s_3$ und $s_2 + s_3$ entsprechend verbunden sind. Alle übrigen Eigenschaften des bimodalen Types werden parallel einer von diesen drei genannten Varianten zu finden sein, indem sie dieselben Artenpaare vereinigen.

Tabelle 5

s_1	A_1	B_1	C_2	D_1
s_2	A_2	B_2	C_1	D_2
s_3	A_2	B_1	C_1	D_3
	a	b	c	d

Anders sieht es mit der trimodalen Eigenschaft D aus. Sie wird bei keiner von drei bimodalen parallel sein, dagegen sind alle trimodalen Eigenschaften einander parallel, weil die Einführung von Indexen 1, 2 oder 3 für das spezifische Merkmal willkürlich ist. Demnach sind im Rahmen einer dreigliedrigen Gattung nur vier Eigenschaften mit nicht parallelen Artenverteilungen möglich.

Stellen wir ferner die Sätze von Eigenschaften und Merkmalen zusammen, so finden wir, daß die Zahlen der Eigenschaften von vier Typen, die in der Tabelle 5 vertreten sind, im allgemeinen ungleich erscheinen. Nehmen wir an, daß die Eigenschaften vom Typus A, B, C und D in unserem Satz entsprechend a, b, c und d-mal zu treffen sind. (Diese Angaben sind in der unteren Zeile der Tabelle 5 enthalten.) Ferner gilt es, neben positiven auch negative Merkmale zu berücksichtigen. Die vollen Sätze von Eigenschaften und Merkmalen sind in der Tabelle 6 gezeigt.

Tabelle 6

s_1	A_1	a_2	B_1	b_2	c_1	C_2	D_1	d_2	d_3
s_2	A_1	a_2	b_1	B_2	C_1	c_2	d_1	D_2	d_3
s_3	a_1	A_2	B_1	b_2	C_1	c_2	d_1	d_2	D_3
	a	a	b	b	c	c	d	d	d

Anhand dieser Tabelle kann man sehen, daß die gesamte Zahl von Merkmalen n, nach denen die intraspezifischen und interspezifischen Vergleiche vollbracht werden, aus folgenden Summanden zusammengelegt wird:

$$n = 2\,a + 2\,b + 2\,c + 3\,d = 2\,(a + b + c) + 3\,d\,.$$

Wenn wir die Gewichte der Übereinstimmungen und Nichtübereinstimmungen der Merkmale einführen, können durch mathematische Manipulationen (die hier erspart bleiben) die einfachen Bezeichnungen für sämtliche taxonomischen

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Verhältnisse (inter- und intraspezifische) gefunden werden. Führen wir diese Bezeichnungen an:

$$\left.\begin{aligned} t_{1.1} &= \frac{2c - (a+b)}{n} + 1 \\ t_{2.2} &= \frac{2b - (a+c)}{n} + 1 \\ t_{3.3} &= \frac{2a - (b+c)}{n} + 1 \\ t_{1.2} &= \frac{2a - (b+c)}{n} - \frac{1}{2} \\ t_{1.3} &= \frac{2b - (a+c)}{n} - \frac{1}{2} \\ t_{2.3} &= \frac{2c - (a+b)}{n} - \frac{1}{2} \end{aligned}\right\} . \qquad (18)$$

Aus (18) können manche wesentlichen Schlußfolgerungen gezogen werden. Wenn t_{xx} und t_{xy} gegenübergestellt werden, so ist ersichtlich, daß die Paare $t_{1.1} - t_{2.3}$, $t_{2.2} - t_{1.3}$, $t_{3.3} - t_{1.2}$ sich nur durch konstante Summanden unterscheiden. Wenn wir zum Beispiel $t_{1.1}$ mit seinem Partner $t_{2.3}$ vergleichen, so stellen wir ein einfaches Verhältnis fest:

$$t_{1.1} = t_{2.3} + \frac{3}{2}, \quad \text{oder} \quad t_{2.3} = t_{1.1} - \frac{3}{2}.$$

Daraus folgt, daß die t_{xx}-Werte die entsprechenden t_{xy}-Werte einstellig bestimmen und umgekehrt. Man kann noch auf einen wichtigen Umstand hinweisen. Betrachten wir irgendwelchen t_{xx}, zum Beispiel $t_{1.1}$, so stellen wir fest, daß dieser Koeffizient mit der Vergrößerung der Anzahl von spezifischen Merkmalen c und mit der Verminderung der Anzahl von nichtspezifischen, das heißt a und b zunimmt. Dabei wird die Verbindung s_1 mit s_2 und s_1 mit s_3 unentwegt loser, da in $t_{1.2}$ und $t_{1.3}$ die Zahl von spezifischen Merkmalen $\overline{\overline{e}}$ als Substrahend und die Zahlen a und b als Minuenden auftreten. Dieselben sind auch die Verhältnisse bei den Arten s_2 und s_3. Im allgemeinen kann man sagen, daß das Wachstum der Originalität einer beliebigen Art gleichzeitig ihre Entfernung von den übrigen zwei Partnern bedeutet.

Die dreigliedrige Gattung wird, wie wir es schon gesehen haben, durch eine außerordentliche Einfachheit von taxonomischen Verhältnissen charakterisiert. Das Vermehren des Artenbestandes nur um eine Art, das heißt bis auf $s = 4$, führt sofort zu merklich größerer Kompliziertheit. Hier sind schon nicht zwei, sondern drei Typen von Eigenschaften möglich, nämlich bimodale, trimodale und tetramodale, wobei der erste von ihnen sieben Varianten von Kombinationen zuläßt, der zweite sechs und der dritte eine Variante. Die gesamte Variantenzahl macht 14 aus, während in der dreigliedrigen Gattung diese nur vier beträgt. Die speziellen Formeln zur Berechnung von t bei $s = 4$ sind von uns früher (1965) gegeben. Sie vereinfachen spürbar die Berechnungen im Vergleich mit allgemeinen Ausdrücken von t.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Je größer der Umfang der Gattung s ist, desto komplizierter wird das Bild von taxonomischen Verhältnissen, was natürlich ist; es wird im Gegenteil die maximale Vereinfachung beim Reduzieren von s bis auf $s = 2$ beobachtet. Hier ist eine einzige Variante der Verteilung möglich, nämlich $1\,A + 1\,a = 2$. Dabei werden alle zusammenfallenden Merkmale beider Arten zu Gattungsmerkmalen und damit aus dem Vergleich ausgeschlossen. Es bleiben nur die Nichtübereinstimmungen, die durch -1 bewertet werden. Da das der Fall ist, ergibt das Durchschnittsgewicht $= -1$, das heißt $\bar{t}_{xy} = -1$. Umgekehrt sind in den intraspezifischen Vergleichen alle Übereinstimmungen $= +1$, wie auch das Durchschnittsgewicht $\bar{t}_{xx} = 1$.

Das Problem einer erschöpfenden Charakteristik des Taxons

Dieses Problem wurde von uns gestellt und zum Teil für den speziellen Fall der taxonomischen Konstruktion der Art gelöst, das heißt für die interspezifischen Beziehungen der Individuen einer Art (SMIRNOV, 1938). Es wurde zum Beispiel die Möglichkeit der Feststellung einer solchen Anzahl von Merkmalen gezeigt, die für die Charakteristik der Individuen im Rahmen einer großen Probe von Individuen der zu studierenden Art für notwendig und genügend zu halten ist. In diesem Sinne gibt eine derartige Anzahl eine erschöpfende Charakteristik: Ein weiteres Anwachsen der Anzahl von Merkmalen bedeutet nichts anderes als Tautologie und kann sogar zur Verminderung der Qualität einer Charakteristik führen. Die Zahl von individuellen Besonderheiten ist zwar infinitesimal, doch ist ihre notwendige und genügende Anzahl nicht nur nicht infinitesimal, sondern auch relativ klein.

Die große Bedeutung des Problems einer erschöpfenden Charakteristik für die Taxone höherer Ordnungen ist offensichtlich; jedoch verfügen wir hier über keine allgemeine Lösung und wollen uns auf einige Überlegungen beschränken.

Sollte man die Zahl von Merkmalen eines Taxons, die mit denen der Taxone desselben Ranges vergleichbar sind, für unendlich groß halten? Wenn wir als Beispiel eine Gattung nehmen, so stellt es sich heraus, daß verschiedene Fachkenner für Artencharakteristiken auch eine unterschiedliche Zahl von Artenmerkmalen ausnutzen; manche ziehen kürzere Charakteristiken vor, andere längere. Es sei hier noch an einen Umstand erinnert, der jedem Systematiker gut bekannt ist. Wenn die Arten paarweise verglichen werden, finden wir zuerst die Unterscheidungsmerkmale ohne alle Mühe; aber je weiter wir forschen, desto schwerer fällt uns das Suchen nach neuen Merkmalen. Wenn wir auch neue Kategorien der Merkmale einführen, kommt der Zeitpunkt, an dem die Anzahl von vorhandenen Merkmalen nicht mehr erweitert werden kann; mit anderen Worten, der Vorrat an Artenmerkmalen ist nunmehr erschöpft. Diese Sachlage paßt gar nicht zu der Vorstellung über die unendlich vielen Artenmerkmale. Ebenso geht es mit den Taxonen höheren Ranges. Wenn wir zum Beispiel die vergleichenden Charakteristiken der Insektenordnungen zusammenstellen, so stoßen wir nicht etwa auf eine unendliche Überfülle von Eigenschaften und

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Merkmalen, sondern umgekehrt, wir empfinden des öfteren einen Mangel an solchen.

Im Zusammenhang damit müssen wir noch auf eine wichtige Eigentümlichkeit von taxonomischen Verhältnissen (t) hinweisen, die von uns zuerst für die dreigliedrige Gattung (1962) und später für die Gattungen beliebigen Umfanges dargelegt wurden (SMIRNOV, 1965b).

Die Zahl von Merkmalen n, nach denen der Artenvergleich in der dreigliedrigen Gattung durchgeführt wird, drücken wir, wie oben festgestellt wurde, folgendermaßen aus:

$$n = 2a + 2b + 2c + 3d . \tag{19}$$

Nehmen wir nun an, daß wir die Anzahl von Eigenschaften und Merkmalen erweitert haben, indem wir a, b, c und d mit v multiplizieren, dann kann (19) so dargestellt werden:

$$2av + 2bv + 2cv + 3dv = v(2a + 2b + 2c + 3d) = vn . \tag{20}$$

Wie man aus (20) ersehen kann, stieg auch die Gesamtzahl von Merkmalen um v mal. Wenn wir in irgendwelchem t, zum Beispiel $t_{1.1}$, die alten Parameter durch die neuen ersetzen, so daß $2c = 2cv$, $a = av$, $b = bv$, $n = nv$ ist, erhalten wir für $t_{1.1}$ nachfolgende Bezeichnung:

$$t'_{1.1} = \frac{2cv - (av + bv)}{nv} + 1 = \frac{v}{v} \cdot \frac{2c - (a + b)}{n} + 1 .$$

Daraus ist ersichtlich, daß der $t_{1.1}$-Wert infolge unserer Manipulation völlig unverändert blieb, so daß $t'_{1.1} = t_{1.1}$ ist. Dasselbe kann man auch für jeden beliebigen t_{xx} oder t_{xy} beweisen. Ein proportionelles Anwachsen von Parametern ändert also den Wert des taxonomischen Verhältnisses nicht. Der Multiplikator v kann natürlich auch Bruchzahl sein, und das bedeutet, daß wir mit demselben Recht und dem gleichen Ergebnis alle Parameter nicht nur mit v multiplizieren, sondern auch durch eine beliebige Zahl dividieren dürfen. Anders gesagt, hängt der t-Wert von dem Verhältnis der Parameter, vom Verhältnis $a : b : c : d$ ab.

Es wurde von uns bewiesen (SMIRNOV, 1965b), daß eine analoge Gesetzmäßigkeit nicht nur für die dreigliedrige Gattung, sondern auch beim beliebigen Umfang des Taxons s gültig ist. Das bedeutet, daß, wenn die Parameter von t einen gemeinsamen Multiplikator v haben, die Zahl ausgenutzter Eigenschaften um v mal proportional reduziert werden darf, da der t-Wert nur durch das Verhältnis von Frequenzen der Eigenschaften verschiedener Kategorien bestimmt wird. Es liegt nicht so viel an dem Umfang der Anzahl von anzuwendenden Eigenschaften, als an der Repräsentativität dieser Anzahl. Übrigens bedarf dieses Kapitel der Taxonomie einer weiteren Ausarbeitung.

6. Die Vergleichbarkeit von t in verschiedenen Taxonen

Im Buch von SOKAL und SNEATH (1963), das den Prinzipien der „numerischen Taxonomie" gewidmet ist, wird eine eingehende und ganz korrekte Darlegung unserer taxonomischen Analyse gegeben (p. 135—139). Jedoch nach einer Dar-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

legung unserer Methode der Feststellung von taxonomischen Verhältnissen weisen die Verfasser auf wesentliche Mängel dieser Analyse hin und halten es nicht für möglich, unseren Koeffizienten für die Ausnutzung in der numerischen Taxonomie zu empfehlen.

Es scheint uns interessant, diese Kritik zu beantworten, da wir zugleich einige Fragen von prinzipieller Bedeutung beleuchten können.

Für einen Mangel des Koeffizienten t halten die genannten Autoren den Umstand, daß bei den intraspezifischen Vergleichen im allgemeinen Fall t_{xx} nicht 1 gleicht, sondern in weiten Grenzen variiert und von dem Umfang der Gattung abhängig ist. Von unserem Standpunkt aus ist der genannte Mangel des Koeffizienten t_{xx} in Wirklichkeit eher sein Vorteil, da dieser einer strengen taxonomischen Stellungnahme zur Ähnlichkeitsbewertung entspringt. Im Gegenteil, das von den Verfassern empfohlene Prinzip der Gleichberechtigung der Merkmale bedeutet ein rein phänomenologisches Betrachten der Erscheinungen. Daraus folgt übrigens, daß die Ähnlichkeit einer Art mit sich selbst durch das Verhältnis der Zahl von übereinstimmenden Merkmalen zu ihrer gemeinsamen Zahl gemessen werden soll. Da bei den intraspezifischen Vergleichen eine vollkommene Kongruenz von Merkmalen der Art naturgemäß beobachtet wird, muß der entsprechende Koeffizient gleich 1 sein. Diese 1 bedeutet, daß „die Art sich selbst gleich ist". Das ist jedoch eine rein tautologische Feststellung vom Typ $a = a$, die keinen Wert hat und, wie jetzt gesagt werden kann, keine Information bringt.

Unser Koeffizient t_{xx} aber gibt eine objektive Einschätzung der Originalität der Art und enthält also eine wertvolle Information. Darüber hinaus folgt unsere Deutung von t_{xx} der allgemeinen taxonomischen Konzeption, die auf der Bewertung der Merkmale begründet ist, wobei die Koeffizienten t_{xx} eine bestimmte Stelle im ganzen t-System einnehmen.

Einen anderen Mangel unseres Koeffizienten ersehen SOKAL und SNEATH darin, daß er „vom Umfang und von der Natur" des Taxons stark abhängt. Uns ist nicht klar, was die Verfasser unter „Natur" eines Taxons verstehen; die Frage über die Bedeutung des Umfanges eines Taxons aber, das heißt des Parameters s nach unserer Terminologie, bedarf einer ernsthaften Erörterung.

Wie aus den Formeln (8) und (11) ersichtlich ist, hängt der t-Wert in starkem Maße vom Umfang des Taxons s ab. In der dreigliedrigen Gattung zum Beispiel soll der maximale t_{xx}-Wert weniger als zwei sein und in der zehngliedrigen Gattung weniger als neun; dementsprechend beträgt der minimale t_{xx}-Wert im ersten Fall $^1/_2$, und im zweiten Fall $^1/_9$. Was t_{xy} betrifft, so sind sie sehr unterschiedlich nach dem oberen Grenzwert, fallen jedoch im Minimalwert zusammen. Diese Situation ist verständlich. Mit dem Anwachsen von s nimmt auch die Mannigfaltigkeit der taxonomischen Beziehungen zu. Die Originalität beispielsweise ist eine Funktion der Seltenheit. Die Banalität kann nie mit der Originalität vereinbar sein, und falls ein Merkmal allen Arten der Gattung eigen ist, büßt es seine Artenbedeutung überhaupt ein. Doch ist die Seltenheit eines Merkmals ein relativer Begriff, und die Art, die über eine Spezifik in der dreigliedrigen

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Gattung verfügt, stellt vom taxonomischen Standpunkt aus etwas anderes dar, als die Art mit einem spezifischen Merkmal in der Gattung aus 100 Arten. Es ist offensichtlich, daß das Gewicht eines seltenen Merkmals im zweiten Fall unvergleichbar größer sein muß als im ersten Fall. Man könnte folgende Analogie anführen: Zeichnet sich ein Mensch durch seine Fähigkeiten und Talente in einer zehn Mann starken Gruppe aus, so bedeutet es keinesfalls, daß er auch im Kollektiv von 100 oder 1000 Menschen in gleichem Maße hervorragt.

Die von uns vorgeschlagenen t-Koeffizienten erlauben es, die Taxone in natürliche Untergruppen einzuteilen und die taxonomische Struktur überhaupt zu untersuchen. Die Abhängigkeit t von s wirkt sich bei der Erfüllung dieser Operation nicht aus. Aber hier taucht ein ganz anderes Problem auf, das Problem der Vergleichbarkeit der taxonomischen Verhältnisse, die in verschiedenen Taxonen festgestellt worden sind.

Vergleichen wir die taxonomische Struktur von zwei Taxonen, z. B. Gattungen verschiedenen Umfanges, wobei die erste aus drei Arten und die zweite aus zehn besteht. Dabei ist eine von den Arten der ersten Gattung, s_f, durch eine äußerst geringe Originalität gekennzeichnet, so daß $t_{ff} = {}^1/_2$ ist. In der zweiten Gattung gibt es auch eine Art s_f', die minimale Originalität aufweist: $t_{ff}' = {}^1/_9$. Nach der absoluten Größe von t übertrifft also der erste Wert den zweiten um $4{}^1/_2$ mal. Was aber die minimale Originalität von s_f und s_f' betrifft, so stehen sie sozusagen an erster Stelle, jede in ihrer Gattung, und in dieser Hinsicht sind sie einander ähnlich. Wir haben als Beispiel einen extremen Fall genommen, jedoch könnten wir etwas Gleichartiges auch für alle übrigen t_{xx}- und t_{xy}-Werte feststellen.

Die Feststellung einer Korrespondenz von t aus verschiedenen Taxonen sieht das Vorhandensein eines gewissen Moduls vor, der den Übergang von den absoluten t-Werten zu relativen hätte gewährleisten können. Eine derartige Aufgabe bietet keine besonderen Schwierigkeiten, und wir lösen diese wie folgt. Bei Fig. 1

Fig. 1. Die Lage von t zwischen extremen Werten t_{min} und t_{max}

sind alle mannigfaltigen t-Werte (sei es t_{xx} oder t_{xy}) in einer linearen Folge gelegen. Der Punkt A entspricht dem minimalen t-Wert und der Punkt C dem maximalen Grenzwert von t. Der laufende t-Wert ist durch den Buchstaben B vermerkt, der in einem typischen Fall irgendwo zwischen A und C liegt. Der Abschnitt AC zeigt die Schwankungsgrenzen von t-Werten an, und seine Länge kann durch die Differenz des maximalen und minimalen t-Wertes ausgedrückt werden:

$$A\,C = t_{max} - t_{min}\,. \tag{21}$$

Die Lage des Buchstaben B, die dem laufenden Wert von t entspricht, kann man als Abstand dieses t vom minimalen t bestimmen. Der Abstand zwischen

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

den Buchstaben A und B entspricht der Differenz (22):

$$A\,B = t - t_{min}\,. \tag{22}$$

Für die Bewertung eines relativen Wertes von t führen wir den Koeffizienten T ein, der dem Verhältnis von (22) zu (21) gleich ist:

$$T = \frac{A\,B}{A\,C} = \frac{t - t_{min}}{t_{max} - t_{min}}\,. \tag{23}$$

Der Sinn dieses neuen Koeffizienten ist klar genug: T zeigt an, welcher Teil der Amplitude AC von t-Grenzwerten die Überbietung des gegebenen t-Wertes über den minimalen t-Wert darstellt. Wenn $t = t_{min}$, dann ist $AB = 0$, wie auch die Differenz $t - t_{min} = 0$ ist. Das bedeutet aber, daß auch $T = 0$ sein muß. Umgekehrt, mit dem Anwachsen des t-Wertes, also mit seiner Annäherung an t_{max}, nimmt die Differenz $t - t_{min}$ ebenfalls zu und nähert sich der Amplitude $(t_{max} - t_{min})$. Das bedeutet, daß der Koeffizient T sich seinem Grenzwert $= 1$ nähert. Der T-Wert schwankt also zwischen 0 und 1.

Der Ausdruck (23) ist für t_{xx} und t_{xy} gesondert zu berechnen, da diese Koeffizienten verschiedene Schwankungsgrenzen haben. Auf diese Weise ergeben sich auch entsprechende unterschiedliche Werte für T_{xx} und T_{xy}, wenn wir dieses neue Paar von Koeffizienten so bezeichnen. Ohne hier die mathematischen Berechnungen anzuführen, teilen wir nur das Endergebnis mit:

$$T_{xx} = \frac{(s-1)\,t_{xx} - 1}{s\,(s-2)} \tag{24}$$

$$T_{xy} = \frac{2\,(t_{xy} + 1)}{s}\,. \tag{25}$$

Als Beispiel nehmen wir an, daß in zwei Gattungen, einer viergliedrigen und einer achtgliedrigen ($s = 4$ und $s' = 8$), für zwei Artenpaare gleiche Werte von t_{xy}, nämlich $^1/_2$ erhalten sind, so daß $t_{xy} = t'_{xy} = {}^1/_2$ ist. Mit Hilfe der Formel (25) bestimmen wir die relativen Werte. Dann haben wir für die erste Gattung:

$$T_{xy} = \frac{2\,(^1/_2 + 1)}{4} = \frac{2}{4} \cdot \frac{3}{2} = \frac{3}{4} = 0{,}750\,,$$

und für die zweite Gattung:

$$T'_{xy} = \frac{2\,(^1/_2 + 1)}{8} = \frac{2}{8} \cdot \frac{3}{2} = \frac{3}{8} = 0{,}375.$$

Im anderen Fall stellte es sich heraus, daß in zwei Gattungen, einer dreigliedrigen und einer sechsgliedrigen ($s = 3$ und $s' = 6$), zwei Arten denselben Originalitätsgrad, nämlich $1^1/_2$ aufweisen, so daß $t_{xx} = t'_{xx} = 1^1/_2$ ist. Anhand der Formel (24) berechnen wir die Werte für T und T'. Für die erste Gattung erhalten wir:

$$T_{xx} = \frac{2 \cdot 1^1/_2 - 1}{3} = \frac{3 - 1}{3} = \frac{2}{3} = 0{,}667$$

und für die zweite Gattung:

$$T'_{xx} = \frac{5 \cdot 1^1/_2 - 1}{6 \cdot 4} = \frac{^{15}/_2 - 1}{24} = \frac{13}{2} \cdot \frac{1}{24} = \frac{13}{48} = 0{,}271\,.$$

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Die Grenzen der Änderungen von T, das heißt von T_{xx} und T_{xy}, werden durch die gleiche Formel (26) gegeben:

$$1 > T \geq 0 . \tag{26}$$

Wie aus den Formeln (24) und (25) ersichtlich ist, stellen die T-Koeffizienten die linearen Funktionen von entsprechenden t dar.

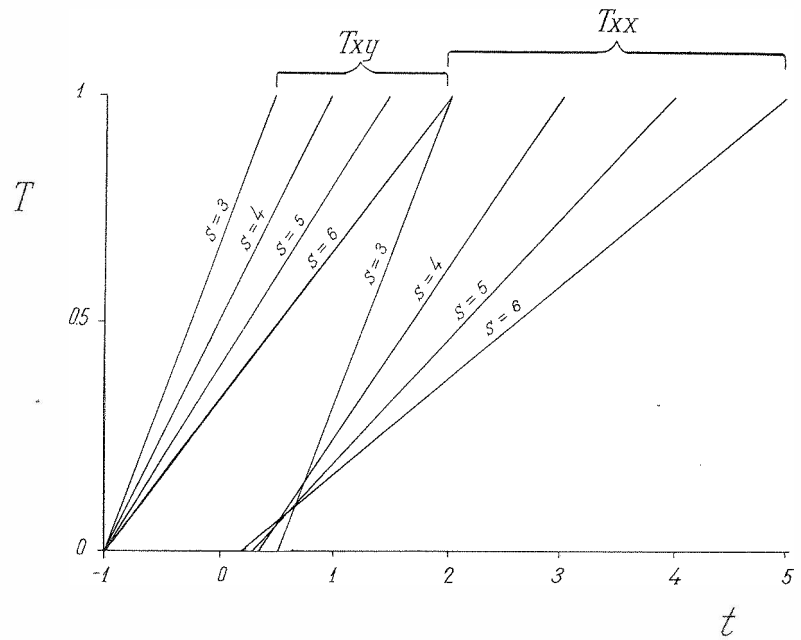

Fig. 2. Die gegenseitigen Beziehungen zwischen T und t in Abhängigkeit vom Gattungsumfang s (s variiert von 3 bis 6)

Figur 2 zeigt anschaulich, wie die beiden Koeffizienten sich gegeneinander verhalten. Die gemeinsame horizontale Skala enthält die Werte von t_{xy} und t_{xx} in den Grenzen von — 1 bis — 5, während die vertikale Skala die Werte von T in den Grenzen von 0 bis 1 anführt. Die Beziehungen von t und T sind durch zwei Gruppen von geraden Linien gezeigt worden entsprechend für T_{xy} und T_{xx} sowie für die Gattungen verschiedenen Umfanges von $s = 3$, bis $s = 6$. Wie aus (26) zu ersehen ist, dient der $T = 1$ als Grenzwert, dem sich der maximale Wert immer nähert und den er dennoch nie erreicht.

7. System und Phylogenie

Abschließend wird es interessant sein, auf eine wichtige Frage über das Verhältnis des natürlichen Systems und der Phylogenie kurz einzugehen.

Wie schon in der Einleitung gesagt wurde, gehen wir von dem Standpunkt aus, daß die Taxone in der Natur real existieren. Nur von hier aus ist das Pro-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

blem ihrer historischen Entwicklung von aktuellem Interesse. Wären aber die Taxone und das natürliche System nichts weiter als ein Produkt des menschlichen Verstandes, wie es einige Verfasser behaupten wollen, so würde eine historische Interpretation des Systems überhaupt allen Sinn verlieren. Welches Interesse könnte die Evolution der menschlichen Erwägungen erwecken, denen keine Realität der Natur entspricht? Ob es sich lohnt, das Problem der Herkunft der Klasse der Vögel zu studieren, wenn dieselbe nur in unseren Vorstellungen existiert?

Die Aufgabe der praktischen Systematik besteht in der Entdeckung von natürlichen Gruppierungen der Tiere und Pflanzen sowie in dem Aufbau des natürlichen hierarchischen Systems der Taxone. Die theoretische Systematik bemüht sich, die Gesetzmäßigkeiten aufzufinden, welche die Struktur des Systems bedingen. Doch weiter entsteht ein neues Problem, das Problem der historischen Entwicklung der Taxone oder ihrer Evolution.

Wollen wir dabei von der üblichen Konzeption des phylogenetischen Stammbaums ausgehen, der die einander abwechselnden geologischen Perioden im Hintergrund hat. Wie kann man sich in diesem Fall die gegenseitige Beziehung des natürlichen Systems und der Phylogenese vorstellen? Wenn man mit den rezenten Formen von Organismen anfängt, so ist das uns zur Verfügung stehende System als Querschnitt des Stammbaums, auf die gegenwärtige Epoche bezogen, zu betrachten. Mit demselben Recht können wir auch über das System der Organismen eines Mesozoikums oder Paläozoikums sprechen, das sich von dem gegenwärtigen zwar unterscheidet, sonst aber einen entsprechenden Querschnitt des Stammbaums darstellt. Übrigens muß man natürlich von einer mehr detaillierten Periodisierung ausgehen, wie sie in der geologischen Geschichte unseres Planeten gegeben wird.

Im Ergebnis einer solchen Untersuchung werden wir über eine genügende Anzahl von Querschnitten des phylogenetischen Baums verfügen, die auf die chronologische Reihenfolge der natürlichen Etappen der Evolution der Erde bezogen sind. Ferner taucht vor uns eine verlockende und verantwortungsvolle Aufgabe auf, nämlich die Rekonstruktion des genealogischen Baums als Ganzes, gestützt auf einzelne Momente seiner Entwicklung. Sicher wird diese Rekonstruktion, wie auch jede historische Forschung, ein mehr oder weniger wesentliches hypothetisches Element enthalten. Dabei wird die Präzision der gewonnenen Ergebnisse im höchsten Maße von dem Vorhandensein des faktischen Materials nach einzelnen Etappen und von seiner richtigen Bewertung abhängig sein. Die von uns empfohlene Methode der taxonomischen Analyse ist berufen, die Präzision der systematischen Forschung zu erhöhen und in diesem Sinne zu den phylogenetischen Konstruktionen, die sich selbstverständlich auf das natürliche System stützen sollen, nach Möglichkeit beizutragen.

Zusammenfassung

Der Autor vertritt eine eigene Position auf dem Gebiet der „exakten Systematik", die durch die Anwendung mathematischer Verfahren zur Schaffung eines natürlichen Systems

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

der Organismen charakterisiert ist. Im Unterschied zu vielen anderen, die das Prinzip der Gleichwertigkeit der Merkmale verteidigen, geht der Autor von der Notwendigkeit des „Abwägens" der Merkmale aus – in Abhängigkeit von ihrer Frequenz im Bereich des zu untersuchenden Taxons. In vorliegender Arbeit wird die allgemeine Konzeption der vom Autor vorgeschlagenen taxonomischen Analyse dargelegt. Der Autor antwortet auf die Kritik seiner Ansichten von seiten SOKAL und SNEATH (1963) und legt gleichzeitig die Vorstellungen über die Beziehungen des natürlichen Systems und der Phylogenie dar.

Summary

The author defends his own position in the field of "exact systematization" which is characterized by the use of mathematical methods for the formation of a natural system of organisms. Unlike many scientists who advocate the principle of the equivalence of the characteristics the author emphasizes the necessity of "weighing" the characteristics as to their frequency in the taxon under consideration. The present paper explains the general conception of the taxonomical analysis suggested by the author. He replies to the criticism of his views expressed by SOKAL and SNEATH (1963) and gives his ideas about the relations between the natural system and phylogeny.

Резюме

Автор занимает самостоятельную позицию в области „точной систематики", характеризующейся применением математических приемов к построению естественной системы организмов. В отличие от многих других, отстаивающих принцип равноправия всех признаков, автор исходит из необходимости взвешивания признаков — в зависимости от их фреквенции в пределах изучаемого таксона. В статье изложена общая концепция рекомендуемого автором таксономического анализа, а также даны методические указания и примеры применения новых методов. Сверх этого автор откликается на критику его взглядов со стороны SOKAL и SNEATH (1963), а также высказывает соображения о соотношении естественной системы и филогенеза.

Literatur

BEKLEMISCHEW, W. N., Das morphologische Problem der Tierstrukturen. Izw. Biol. N. – Issl. Inst. Perm. Univ., Beilage, **3**, 1–74; 1925. [In Russisch].

CAIN, A. J. & HARRISON, G. A., An analysis of the taxonomist's judgement of affinity. Proc. Zool. Soc. London, **131**, 85–98; 1959.

HEMMINGSEN, A. M., A statistical analysis of the differences in body size of related species. Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren, **98**, 125–160; 1934.

HILL, L. R., Taxometrics, **1**, 1; 1962.

JOFFE, I. D., Seasonal changes of the contents of neurosekretory material in neurosecretory cells of *Dermacentor pictus* (HERM.) (Ixodoidea, Acarina). Med. Parasitologya i parasit. bol., **1**, 57–63; 1965. [In Russisch].

MAYR, E.; LINSLEY, E. G. & USINGER, R. L., Methods and Principles of Systematic Zoology. N. Y.; 1953.

MICHENER, C. D. & SOKAL, R. R., A quantitative approach to a problem in classification. Evolution, **11**, 130–162; 1957.

PICHKA, V. E., On the ecology of spiders of Cenral forest steppe. Zoologitschesky Zhurnal, **44**, 527–536; 1965. [In Russisch].

RASNITSYN, S. P., Taxonomic analysis employed to compare biotopes in their fauna and population. Zhurnal Obsch. Biol., **26**, 335–340; 1965. [In Russisch].

ROGERS, D. J. & TANIMOTO, T. T., A computer program for classifying plants. Science, **132**, 1115–1118; 1960.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

SCHMIDT, V. M., On the method of taxonomical analysis elaborated by E. S. SMIRNOV and on some possibilities of its application in Botany. Botan. Zhurnal, **47**, 1648—1654; 1962. [In Russisch].

SMIRNOV, E. S., Über den Bau der systematischen Kategorien. Revue Zool. Russe, **3**, 358—391; 1923. [In Russisch].

—, Probleme der exakten Systematik und Wege zu ihrer Lösung. Zool. Anz., **61**, 1—14; 1924.

—, Über die Phylogenese der Kongregationen. Biologia Generalis, **2**, 241—257; 1926.

—, Species construction from a taxonomic point of view. Zoolog. Zhurnal, **17**, 387—418; 1938. [In Russisch].

—, Taxonomic analysis of a genus. Zhurnal Obsch. Biol., **21**, 89—103; 1960. [In Russisch].

—, On the structure of a three-membered genus. Problems of Gen. Zool. and Med. Parasitol., Moscow, 229—255; 1962. [In Russisch].

—, The problem of taxonomic affinity in systematics. Zhurnal Obsch. Biol., **24**, 172—181; 1963. [In Russisch].

—, Taxonomic analysis of a 4-membered genus. 1st Ann. Sci. Confer., LOMONOSSOV Univ. of Moscow, Fac. Biol. and Soil Sci., 93—94; 1965a. [In Russisch].

—, On an important property of the taxonomical relation. 2nd Ann. Sci. Confer., LOMONOSSOV Univ. of Moscow, Fac. Biol. and Soil Sci. 1965b. [In Russisch].

SNEATH, P. H., Some thoughts on bacterial classification. J. Gen. Microbiol., **17**, 184—200; 1957.

—, The application of computers to taxonomy. J. Gen. Microbiol., **17**, 201—226; 1957.

SNEATH, P. H. & SOKAL, R. R., Numerical taxonomy. Nature (Lond.), **193**, 855—860; 1962.

SOKAL, R. R. & SNEATH, P. H., Principles of Numerical Taxonomy. San Francisco; 1963.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.18.3-4.347-376

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Entomologie = Contributions to Entomology

Jahr/Year: 1968

Band/Volume: 18

Autor(en)/Author(s): Smirnov Eugen S.

Artikel/Article: Taxonomische Analyse als Mittel zum Aufbau eines natürlichen Systems. 347-376